

УДК 581.4(575.2)

Полиморфизм ценопопуляций *Cruciata krylovii* в горах Южной Сибири на основе морфологических данных и RAF-PCR анализа

И. Е. Ямских¹, М. Г. Куцев²

¹ Сибирский федеральный университет, пр-т Свободный, 79, г. Красноярск, 660041, Россия, E-mail: iyamskikh@mail.ru

² Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия, E-mail: m_kucev@mail.ru

Ключевые слова: Алтай, Западный Саян, морфолого-генетический анализ, неморальный реликт, черневые леса, RAF-PCR.

Аннотация. Проведен анализ состояния 16 ценопопуляций третичного неморального реликта *Cruciata krylovii* (крестообразник Крылова, Rubiaceae), произрастающих в лесах Западного и Восточного Саян, Алтая, окрестностях г. Томска. Выявлено, что на сплошных вырубках пихтовых, осиновых лесов в первые годы отмечается разрастание особей вида. В последующие годы возможно снижение проективного покрытия *C. krylovii*, уменьшение параметров вегетативных органов растения, увеличение уровня внутривидовой изменчивости морфологических признаков. Наиболее резкие изменения в морфоструктуре ценопопуляций наблюдаются на территории условно-сплошных вырубок. Кластерным анализом установлено, что морфологическим сходством обладают ценопопуляции, произрастающие в антропогенно нарушенных сообществах. Генетическую вариабельность ценопопуляций крестообразника Крылова выявляли с помощью RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting) метода. Суммарный процент полиморфных локусов составляет 98,44. Уровень внутривидового генетического полиморфизма варьирует в достаточно широких пределах (68,8–96,9 %). Высокий уровень генетической изменчивости характерен для ценопопуляций, произрастающих в черневых, лесостепных и подтаежных сообществах. Все изученные ценопопуляции крестообразника характеризуются средним уровнем генетической дифференциации ($G_{ST} = 0,18$) и группируются по географическому принципу. По типу эколого-ценотических стратегий *C. krylovii* относится к фитоценотическим пациентам и эксплерентам. Обладает относительно широкой экологической амплитудой. В местообитаниях на границе ареала (лесостепная, подтаежная, томская популяции) наблюдаются достаточно высокие показатели морфолого-генетического разнообразия данного вида, что свидетельствует о возможностях его дальнейшего расселения по территории Сибири. Данный вид устойчив к воздействию антропогенных факторов, однако вырубки не благоприятствуют распространению вида из-за высокой конкуренции со стороны других растений. По классификации реликтов А. А. Гроссгейма является адаптантом.

Polymorphism of *Cruciata krylovii* coenopopulations in the Southern Siberia mountains based on morphological data and RAF-PCR analysis

I. E. Yamskikh¹, M. G. Kucev²

¹ Siberian Federal University, Svobodny str., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russia, E-mail: iyamskikh@mail.ru

² Altai State University, Lenina str., 61, Barnaul, 656049, Russia, E-mail: m_kucev@mail.ru

Keywords: Altai mountains, chern taiga, morphological and genetics analysis, nemoral relict, RAF-PCR, Western Sayan mountains,.

Summary. 16 coenopopulations of the tertiary nemoral relic *Cruciata krylovii* (Rubiaceae) were studied in the forests of Western Sayan, Altai mountains and in the countryside of Tomsk city. *C. krylovii* coenopopulations expand at the fir and aspen deforested areas during the first few years. Reducing of projective coverage and parameters of vegetative organs of *C. krylovii* together with increasing of intrapopulation variability of morphological features were revealed. The most unfavourable areas for *C. krylovii* are fully deforested areas. Cluster analysis found that the coenopopulations from anthropogenically disturbed communities had morphological similarity. Genetic variability of the *C. krylovii* cenopopulations was studied by RAF-PCR method. The total percentage of polymorphic loci is 98.44. The level of intrapopulation genetic polymorphism varies within fairly wide limits (68.8-96.9 %). A high level of genetic variability is typical for coenopopulations growing in the chern, forest-steppe and subtaiga communities. All studied coenopopulations of the *C. krylovii* are characterized by an average level of genetic differentiation ($G_{ST} = 0.18$) and are grouped according to the geographical principle. *C. krylovii* is revealed to be a phytocoenotical patient and explerent. High rates of morphological and genetic diversity of this species were revealed for the habitats from the border of the range (forest-steppe, subtaiga, Tomsk populations). It indicates the possibilities for the further settlement across the territory of Siberia. It has relatively wide ecological amplitude and resistant to anthropological pressure. However, deforested areas are not favor the spread of the species due to high competition from other plants. Following A. A. Grossgeim relict classification *C. krylovii* belongs to “adaptants”.

Cruciata krylovii (Илjin) Pobed. (Rubiaceae) – крестообразник Крылова – многолетнее травянистое растение, относящееся к числу реликтов третичных широколиственных лесов. Вид имеет южно-сибирский ареал и встречается на Алтае, в горах Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саян, Восточного Танну-Ола и Восточно-Тувинского нагорья (Cherepnin, 1967; Krasnoborov, 1977; Amelchenko et al., 1990; Yamskikh, 2007). Северные местонахождения данного вида находятся в окр. г. Томска.

Согласно классификации М. М. Ильина (Илjin, 1941), крестообразник Крылова относится к средиземноморским реликтам, не имеющим флорогенетических связей во флоре Сибири. Близкородственный вид – *C. glabra* (L.) Ehrend. – встречается на Кавказе и в Западной Европе. Сибирские растения крестообразника отличаются от европейско-кавказских, главным образом, по более интенсивному опушению надземных органов. Во «Флоре Сибири» (Naumova, 1996) *C. krylovii* рассматривается в качестве подвида *C. glabra* (*Cruciata glabra* subsp. *krylovii* (Илjin) Naumova).

Крестообразник Крылова является характерным элементом черневых лесов гор Южной Сибири, которые в последние годы интенсивно вырубаются, что и представляет угрозу для исчезновения вида. К настоящему времени отсутствуют сведения о морфологической и генетической структуре его популяций. Слабо изучено влияние антропогенных факторов на состояние популяций реликта.

Целью исследований явилось изучение морфолого-генетической изменчивости ценопопуляций *C. krylovii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследований выбраны 16 ценопопуляций, произрастающих в подтаежных, черневых и горно-таежных лесах северо-восточной части Западного Саяна, а также на границе подтайги и лесостепи. Для сравнительного анализа использовались материалы, собранные в лесах северо-восточного и северного Алтая и окр. г. Томска. На первом этапе исследований изучали фитоценоотическую приуроченность крестообразника Крылова. Геоботаническое описание сообществ проводили по доминантному методу (Voronov, 1973 и др.). При описании древостоя определялись преобладающая порода, ее высота, диаметр, ярусность, сомкнутость крон. При описании подлеска указывался его видовой состав, сомкнутость крон. В описание травянистого яруса входило: общая характеристика, видовой состав, проективное покрытие. Для определения проективного покрытия в каждом изученном сообществе случайным способом закладывалось по 15 площадок площадью 1 м², затем рассчитывалось среднее проективное покрытие для каждого вида. Характеристика местообитаний изучаемого вида приведена в таблице. При оценке состояния ценопопуляций определяли проективное покрытие, плотность побегов, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков, изучали генетическую вариабельность на основе RAF-PCR анализа.

Большая часть оцениваемых нами морфометрических признаков приводится в качестве диагностических для определения вида во «Флоре Средней Сибири» (Роров, 1959) и «Флоре Сибири» (Naumova, 1996). Измеряли следующие параметры: длину надземного побега (x1); длину части стебля, несущей цветоносы (x2); число мутовок листьев на надземном побеге (x3); число мутовок с цветоносами (x4); длину (x5) и ширину (x6) листа в средней части стебля; форму листа x5/x6 (x7); отношение x1/x5 (x8); число соцветий (x9); общее количество цветков на побеге (x10); среднее количество цветков в соцветии (x11); отношение x1/x10 (x12). Измерения проводили на 30 генеративных особях, отобранных в ценопопуляциях методом случайных выборок (Shmidt, 1984). Учетной единицей служил парциальный побег. Расстояние между исследованными растениями было не менее 10 м.

Математическую обработку морфологических данных проводили в программе «Statistica 7.0». Внутрипопуляционную изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v), поскольку данный параметр позволяет сравнивать признаки, имеющие различные размерности (Shmidt, 1984). Кроме того, для коэффициента вариации С. А. Мамаевым (Мамаев, 1972) разработана шкала уровней изменчивости. Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p < 0,05$. Анализ сходства популяций по исследуемым признакам проводили

с помощью кластерного анализа. В обработке применялся метод Уорда. В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

Молекулярно-генетические исследования проводили в лабораториях Алтайского государственного университета (Россия, г. Барнаул) и Сибирского федерального университета (Россия, г. Красноярск). Генетическую вариабельность ценопопуляций выявляли с помощью RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting) метода, ранее хорошо зарекомендовавшего себя в исследованиях *Stachys sylvatica* (Yamskikh et al., 2016), *Brunnera sibirica* (Yamskikh, Kutsev, 2017) и видов рода *Sanguisorba* L. (Kutsev et al., 2013) Из каждой популяции было проанализировано 10 растений, не являющихся клонами. Выделение ДНК производили из 15–25 мг сухой растительной ткани с помощью набора AxyPrep Multisource Genomic DNA (AxyGen, США).

RAF-PCR проводили в 12,5 мкл смеси (7,4 мкл H₂O; 1 мкл ДНК; 1,25 мкл 10X-буфера; 1,25 мкл 25 mM MgCl₂; 1 мкл 10 mM праймера; 0,5 мкл 20 mM dNTPs; 0,1 мкл Taq-полимеразы) на амплификаторе MyCycler. Амплификацию проводили по следующей программе: 94 °C – 5 мин., 35 циклов: 94 °C – 30 сек., 57 °C – 1 мин., 56 °C – 1 мин., 55 °C – 1 мин., 54 °C – 1 мин., 53 °C – 1 мин.; завершающая стадия: 72 °C – 10 мин., охлаждение при 4 °C. Предварительно на 2 образцах ДНК из имеющегося набора праймеров (Waldron et al., 2002) опытным путем был выявлен праймер RAF K-02a (5'-GTCTCCGCAC-3'), который дал воспроизводимый полиморфный результат. Анализ продуктов амплификации осуществлялся с помощью прибора Experion™ Automated Electrophoresis Station (Bio-Rad, USA).

Статистическую обработку результатов генетического анализа проводили с помощью пакета программ TFPGA version 1.3 (UPGMA-анализ, бутстреп-тест и расчет генетических дистанций) и Popgene version 1.32 (расчет процента полиморфных локусов (P), генного разнообразия Нея (H_e), индекса Шеннона (H_o), показатель подразделенности популяций (G_{st}). Генетические дистанции (D) между ценопопуляциями определяли по формуле М. Нея (Nei, 1978). Оценку состояния генофондов проводили по шкале, разработанной для растений С. В. Боронниковой (Boronnikova, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе геоботанических исследований было выявлено, что фитоценотический ареал *C. krylovii* относительно широк и выходит за пределы черневых лесов. В горах Западного Саяна вид произрастает в небольшом обилии в осиновых, пихтовых, кедровых черневых и горно-таежных лесах, доходя до верхней границы леса. Часто встречается в лиственничных, сосновых, березово-сосновых лесах, а также может произрастать на границе подтайги и лесостепи. Нами было отмечено его присутствие в достаточно высоком обилии в лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Красноярский край, Новоселовский р-н, урочище «Медведево»). В Прителецкой части Алтая *C. krylovii* произрастает в лесах с доминированием кедра, сосны,

березы. В достаточно высоком обилии отмечен в окр. д. Аникино (Томская обл.) в березняке орляково-разнотравном. Толерантен к уровню увлажнения и степени освещенности.

Среди естественных местообитаний наибольшее проективное покрытие крестообразника Крылова отмечается в лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Ск2, 10 %), подтаежном сосняке разнотравно-злаково-орляковом (Ск2, 7 %) и в томском березняке орляково-разнотравном (Ск16, 25 %). Во всех остальных рассмотренных сообществах вид выступает в качестве ассектатора, а его проективное покрытие не превышает 3 % (табл.).

На территории вырубок черневых лесов Западного Саяна отмечается разрастание крестообразника Крылова в первые годы после рубок, которое происходит, видимо, за счет снижения конкуренции со стороны лесных видов и благодаря его толерантности по отношению к освещенности. Например, на 11-летней вырубке пихтарника крупнотравно-папоротниково-широкотравного (Ск7*) отмечается увеличение проективного покрытия крестообразника с менее 1 % до 3 % (табл.). Выше проективное покрытие, по сравнению с контролем, и на 22-летней сплошной вырубке под ЛЭП (Ск11*), представляющей собой искусственно поддерживаемое луговое сообщество. Д. И. Назимова с соавторами (Nazimova et al., 1983) относит данный вид к растениям, положительно реагирующим на вырубку и временно разрастающимся после нее. Если в последующие годы происходит активное возобновление древостоя и восстановление видового состава травянистого яруса, характерного для черневых лесов, проективное покрытие *C. krylovii* снижается за счет появления более конкурентоспособных в данных условиях крупных папоротников, видов широколавья, крупнотравья. Условно сплошные вырубки (Ск5*, Ск10*) также не способствуют разрастанию особей вида.

Среднее количество побегов крестообразника Крылова на 1 м² варьирует от 27 до 86 шт. Максимальная плотность зафиксирована на территории 22-летней сплошной вырубки пихтарника щитовниково-анемонового (Ск11*, дол. р. Чебижек). В лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Ск1) отмечено 59 побегов, а в подтаежном сосняке разнотравно-злаково-орляковом (Ск2) – 50 побегов на 1 м². Минимальная плотность отмечена для ценопопуляций, произрастающих в коренных типах леса: в пихтарнике крупнотравно-папоротниково-широкотравном (Ск6, 33 побега) и пихтарнике щитовниково-анемоновом (Ск9, 27 побегов).

Наибольший уровень варьирования морфологических признаков *C. krylovii* отмечается для растений лесостепной ценопопуляции Ск1 (березняк разнотравно-осочковый) и алтайских Ск13 (сосняк разнотравно-злаковый) и Ск14 (пихтово-кедровый лес разнотравно-папоротниковый) (рис. 1). Здесь наиболее изменчивыми признаками являются длина стебля (x1) и цветоноса (x17), размеры листьев (x5, x11), количественные параметры (x14, x15). Минимальные значения коэффициентов вариации отмечены для ценопопуляций из западносаянских пихтарников (Ск6 и Ск9).

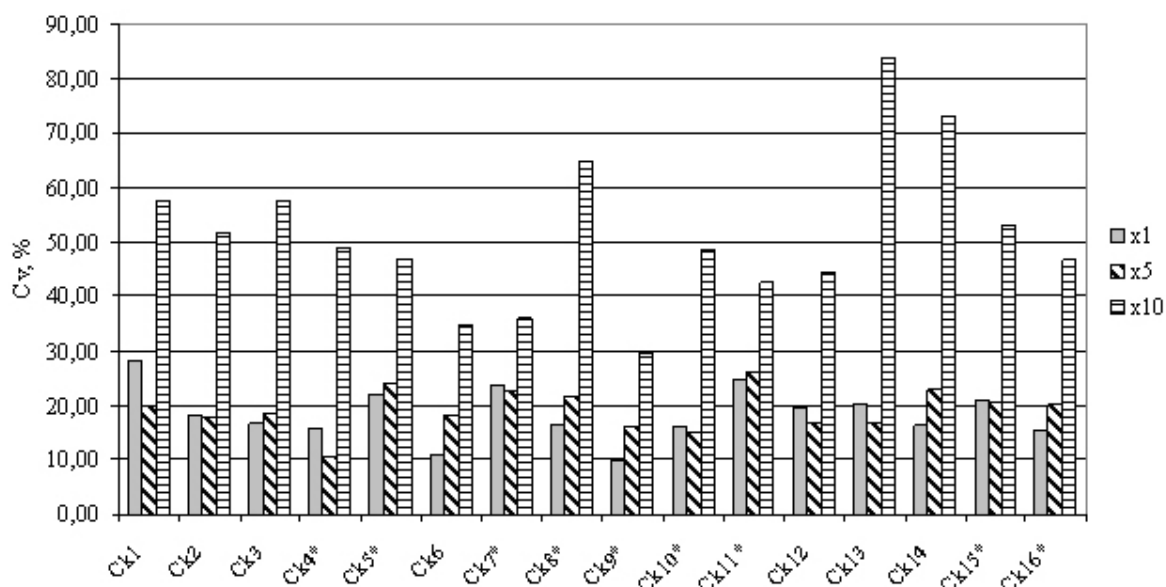


Рис. 1. Изменчивость морфологических признаков *Cruciata krylovii*: x1 – длина побега; x5 – длина листа; x10 – общее количество цветков на побеге.

На территории вырубок отмечается постепенное повышение уровня варьирования морфологических параметров (рис. 1). Так, для ценопопуляции Ck4*, произрастающей на месте 2-летней вырубки осинника (Ck3), значение коэффициентов вариации даже несколько снижается по сравнению с контролем. На 22-летних условно сплошных и сплошных вырубках пихтарника щитовниково-анемонового (Ck9) происходит повышение уровня изменчивости. Например, значения коэффициента вариации длины побега повышаются с 9,8 до 16 (Ck10*) и 24,8 % (Ck11*) соответственно. Ценопопуляции, произрастающие на месте 11- и 19-летних вырубок пихтарника крупнотравно-папоротниково-широкотравного (Ck6), также характеризуются повышенным уровнем внутривидовой изменчивости.

Измерение вегетативных органов особей *C. krylovii* из естественных местообитаний показало, что максимальных размеров растения достигают в осиннике крупнотравно-широкотравном (Ck3) (рис. 2). Здесь наблюдаются высокие значения для длины стебля ($x1 = 38,7 \pm 1,2$ см) и размеров листовой пластинки ($x5 = 2,5 \pm 0,1$, $x6 = 0,9 \pm 0,02$ см). Количество мутовок листьев максимально у особей из ценопопуляции Ck15 ($x3 = 17,4 \pm 0,8$ шт.). Генеративные признаки *C. krylovii* имеют наибольшие значения в Ck12 (редкостойный пихтарник) (рис.3). У растений данной ценопопуляции образуется максимальное число цветков ($x10 = 76,2 \pm 6,2$ шт.) и частных соцветий ($x9 = 24,9 \pm 1,5$ шт.). Необходимо отметить, что особи крестообразника Крылова, произрастающие в подтаежном сосняке разнотравно-злаково-орляковом (Ck2) и лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Ck1), характеризуются достаточно крупными размерами.

На сплошных вырубках различного возраста отмечается уменьшение параметров вегетативных органов растения, таких, как длина стебля, количество мутовок листьев, размеры листа. Примером может служить ценопопуляция С7*, произрастающая на 11-летней вырубке пихтарника крупнотравно-папоротниково-широкотравного, где по сравнению с контролем (С6) длина и ширина листа растений снижаются с $1,8 \pm 0,06$ до $1,6 \pm 0,07$ см и с $0,9 \pm 0,03$ до $0,7 \pm 0,03$ см соответственно, а длина стебля – с $28 \pm 0,6$ до $21 \pm 0,9$ см (рис. 2). Параметры растений, характеризующие семенную продуктивность вида (x9, x10, x11), практически не различаются в естественных местообитаниях и на сплошных вырубках (рис. 3).

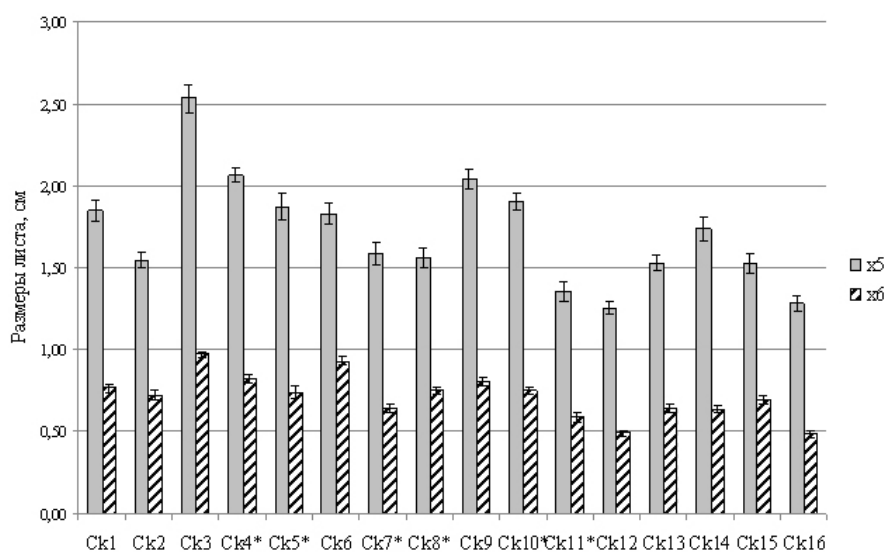


Рис. 2. Среднепопуляционные значения длины (x5) и ширины (x6) листа *Crucjata krylovii*. Здесь и на рис. 3 доверительными интервалами показана ошибка репрезентативности среднего.

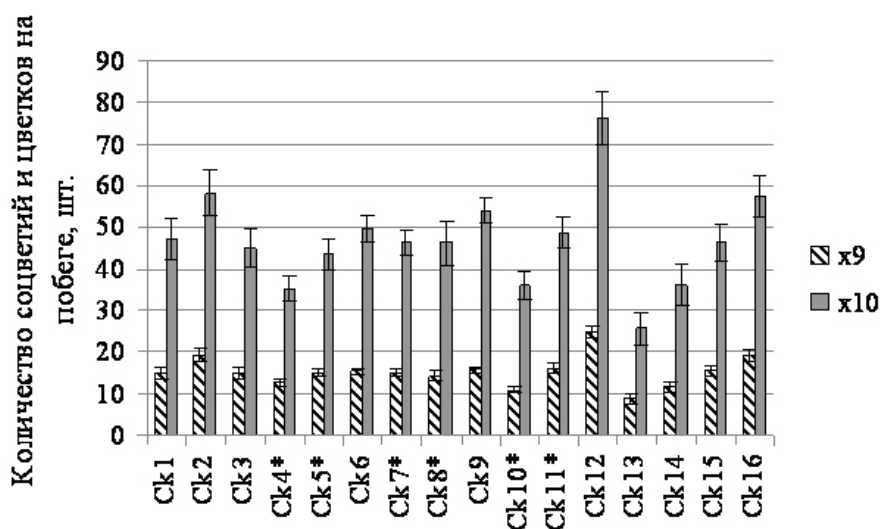


Рис. 3. Среднепопуляционные значения количества частных соцветий (x9) и цветков на побеге (x10) *Crucjata krylovii*.

На условно сплошной вырубке (Ck10*) пихтарника щитовниково-анемонового наблюдается снижение показателей, связанных с продуктивностью вида (x2, x4, x9, x10), по сравнению не только с исходным типом леса (Ck9), но и со сплошной вырубкой (Ck11*). Ценопопуляция *C. krylovii*, произрастающая на месте рубки ухода за кедром (Ck5*), характеризуется снижением размеров вегетативных органов (признаки x1, x2, x5, x6).

На дендрограмме сходства 16 ценопопуляций *C. krylovii*, построенной с помощью кластерного анализа, прослеживается разделение совокупности популяций на 2 кластера (рис. 4). Первый кластер четко подразделяется на два субкластера, один из которых сформирован ценопопуляциями, обитающими на территории сплошных 11-, 19- и 22-летних вырубок пихтовых лесов (Ck7*, Ck8*, Ck11*). В настоящее время на данных территориях представлены луговые фитоценозы и практически отсутствуют древостой и подлесок. Растения данных местообитаний по сравнению с контрольными Ck6 и Ck9 характеризуются сходными значениями показателей развития генеративных органов, но более мелкими размерами листьев. Обособленное положение в данном кластере занимает томская Ck16, произрастающая в березняке орляково-разнотравном.

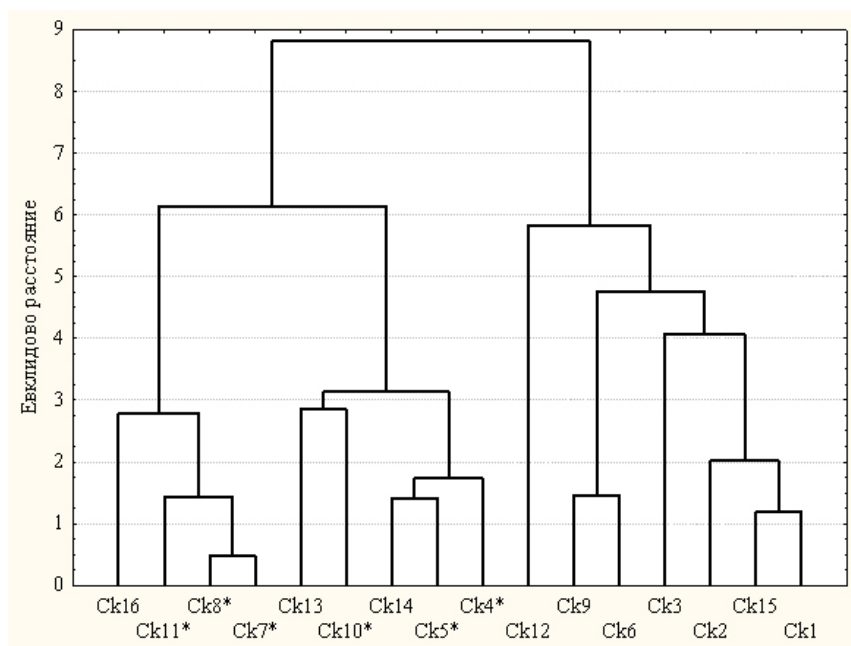


Рис. 4. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Cruciata krylovii* на основе морфологических данных

Во второй субкластер объединились алтайские ценопопуляции (Ck13 и Ck14) и западносибирские, произрастающие на 2-летней (Ck4*) и условно-сплошных (Ck5*, Ck10*) вырубках. Для особей данной группы отмечаются небольшие размеры стеблей, листьев и минимальное количество соцветий и цветков на растении.

Второй гетерогенный кластер объединяет ценопопуляции *C. krylovii* из относительно ненарушенных местообитаний. Причем наибольшее сходство прослеживается между

подтаежными (Ск2 и Ск15) и лесостепной (Ск1) ценопопуляциями. Также морфологическим сходством обладают особи, собранные в западносаянских пихтарниках (Ск6 и Ск9). Обособленное положение в данном кластере занимает Ск12, описанная из редкостойного пихтарника разнотравно-злаково-зеленомошного на верхней границе высотного распространения вида. Особи этой ценопопуляции характеризуются максимальными, достоверно отличающимися от остальных показателями развития генеративных органов (признаки х8, х9, х10) и мелкими листьями (х5, х6). Следует отметить, что ценопопуляции, составляющие данный кластер, произрастают в различных экологических условиях на значительном удалении друг от друга (в различных частях ареала крестообразника Крылова).

Таким образом, на дендрограмме сходства ценопопуляций *C. krylovii* по морфологическим признакам мы видим разделение по степени антропогенного воздействия (естественные – нарушенные местообитания). Четкое разделение по географическому принципу отсутствует.

Анализ генетической изменчивости *C. krylovii* произведен на примере 6 ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного Саяна (Ск2, Ск9), Северо-Восточного Алтая (Ск14, Ск15), в окр. г. Томска (Ск16) и лесостепного пояса Восточного Саяна (Ск1). В ходе анализа с использованием праймера RAF К-02а (5'-GTCTCCGCAC-3') выявлено 64 фрагмента ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 98,44. Уровень выявляемого внутривидового генетического полиморфизма варьирует в достаточно широких пределах (68,8–96,9 %). Максимальные показатели внутривидового генетического разнообразия отмечены для лесостепной ценопопуляции Ск1 ($P = 87,50\%$; $H_e = 0,3722$; $H_0 = 0,5364$), западносаянской подтаежной Ск2 ($P = 87,50\%$; $H_e = 0,3625$; $H_0 = 0,5249$) и алтайской Ск14 ($P = 96,88\%$; $H_e = 0,3663$; $H_0 = 0,5408$). Минимальные значения наблюдаются для высокогорной Ск9 ($P = 68,75\%$; $H_e = 0,2669$; $H_0 = 0,3913$). Коэффициент подразделенности ценопопуляций (G_{st}) составляет 0,18. Следовательно, на долю межпопуляционного разнообразия приходится 18 %, а изученные ценопопуляции, произрастающие в различных частях ареала крестообразника Крылова, демонстрируют среднюю степень дифференциации, согласно классификации Райта (Wright, 1978). Генетические дистанции М. Нея (Nei, 1978) минимальны между красноярскими лесостепной (Ск1) и предгорной (Ск2) ($D = 0,099$), а также между алтайскими Ск14 и Ск15 ($D = 0,067$) ценопопуляциями. Томская Ск16 наиболее близка к алтайской Ск15 ($D = 0,081$), произрастающей в сосняке в долине р. Катунь. Аналогичные результаты получены при построении дендрограммы сходства ценопопуляций с использованием коэффициента Рейнольдса (Reynolds et al., 1983) (рис. 4), где разделение на два кластера идет по географическому принципу, а обособленное положение занимает западносаянская высокогорная ценопопуляция Ск9 с низкими показателями генетической изменчивости. Генофонды всех изученных ценопопуляций *C. krylovii* характеризуются

удовлетворительным состоянием, согласно шкале С. В. Боронниковой (Boronnikova, 2009), и способны самостоятельно воспроизводиться.

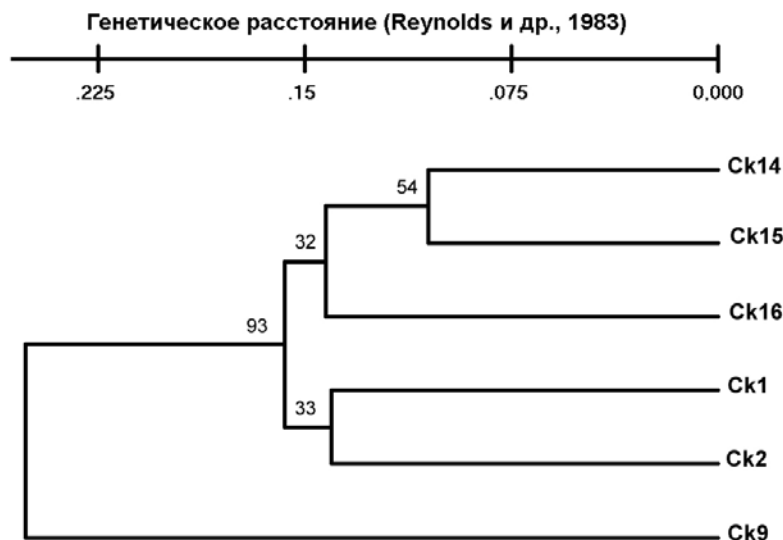


Рис. 5. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Cruciata krylovii* на основе данных RAF-PCR анализа (цифрами указаны значения бутстрепа, %).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ состояния ценопопуляций крестообразника Крылова показал, что на сплошных вырубках пихтовых, осиновых лесов в северо-восточной части Западного Саяна в первые годы отмечается разрастание особей вида. В последующие годы возможно снижение проективного покрытия *C. krylovii*, уменьшение некоторых параметров вегетативных органов растения, увеличение уровня внутривидовой изменчивости, что, видимо, связано с появлением более конкурентоспособных в данных условиях видов, таких как крупные папоротники, виды широколиственных. Наиболее резкие изменения в морфоструктуре ценопопуляций наблюдаются на территории условно-сплошных вырубок. Кластерным анализом установлено, что морфологическим сходством обладают ценопопуляции, произрастающие в антропогенно-нарушенных сообществах.

Высокий уровень генетической изменчивости крестообразника Крылова характерен как для алтайской ценопопуляции Ck14, произрастающей в черневом кедрово-пихтовом лесу, так и для лесостепной Ck1 из березняка разнотравно-осочкового. Этот факт свидетельствует о высокой экологической толерантности данного вида и возможности дальнейшего расширения его ареала. Все изученные ценопопуляции крестообразника характеризуются средним уровнем генетической дифференциации ($G_{st} = 0,18$) и группируются по географическому принципу.

В заключение можно отметить, что *Cruciata krylovii* относится к фитоценоотическим пациентам и эксплорентам. Вид обладает слабой конкурентной способностью, однако его экологический ареал значительно шире, чем у других третичных реликтов. Видимо, именно наличие широких экологических потенций позволило крестообразнику Крылова сохраниться в составе черневых лесов с третичного времени и распространиться далеко за их пределы. Причем

в местообитаниях на границе ареала (лесостепная, подтаежная, томская популяции) наблюдаются достаточно высокие показатели морфолого-генетического разнообразия данного вида, что свидетельствует о возможностях его дальнейшего расселения по территории Сибири. Таким образом, крестообразник Крылова можно назвать адаптантом, согласно классификации А. А. Гроссгейма (Grossgeim, 1939). Видимо, по этой причине многие авторы (Polozhii, Krapivkina, 1985) не включают *C. krylovii* в список неморальных реликтов черневых лесов. Крестообразник Крылова мало уязвим к воздействию антропогенных факторов, однако вырубки, особенно условно-сплошные, не благоприятствуют его распространению из-за высокой конкуренции со стороны других видов.

REFERENCES/ ЛИТЕРАТУРА

- Amelchenko V. P., Ignatenko N. A., Malachova L. A.** 1990. *Krestoobraznik Krylova* [*Cruciata krylovii*]. In: *Biologicheskiye osnovy okhrany redkikh i ischezayushchikh rasteniy Sibiri* [Biological bases of protection of rare and endangered plants of Siberia] Novosibirsk: Nauka. , 19–44 pp. [In Russian].
(Амельченко В. П., Игнатенко Н. А., Малахова Л. А. Крестообразник Крылова // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск: Наука. 1990. С. 19–44).
- Boronnikova S. V.** 2013. *Molekularno-geneticheskii analiz i otsenka sostoyaniya genofondov resursnykh vidov rastenii Permskogo kraya* [Molecular-genetic analysis and assessment of the gene pools state of resource species of plants from Perm Region]. Perm. 239 pp. [In Russian]. (Боронникова С.В. Молекулярно-генетический анализ и оценка состояния генофондов ресурсных видов растений Пермского края. Пермь. 2013. 239 с.)
- Cherepnin L. M.** 1967. *Flora yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya* [*Flora of the southern part of the Krasnoyarsk Territory*]. Krasnoyarsk, 236 p. [In Russian]. (Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1967. 236 с.).
- Grossgeim A. A.** 1939. Types of the relicts. In: *Izvestiya Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR*. [News of the Azerbaijan branch of the USSR Academy of Sciences] Vol. 6. 74–80 pp. [In Russian]. (Гроссгейм А. А. Типы реликтов // Изв. Азербайдж. филиала АН СССР, 1939. № 6. С. 74–80).
- Ilijin M. M.** 1941. *Tretichnye reliktovyte elementy v taezhnoy flore Sibiri i ich vozmozhnoe proischozhdienie* [Tertiary relic elements in the taiga flora of Siberia and their possible origin]. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR, T. 1* [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR].. Moscow–Leningrad. Vol. 1. 257–292 pp. [In Russian]. (Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.–Л., 1941. Т. 1. С. 257–292).
- Krasnoborov I. M.** 1977. *Tretichnye reliktu vo flore Tuvinskoy ASSR* [Tertiary relicts in the flora of the Tuva ASSR]. In: *Rastitelnyi pokrov basseyna Verkhnego Yeniseya*. [Vegetation cover of the Upper Yenisei basin]. Nauka, Divisio Sibirica, Novosibirsk. Р-4–14 pp. [In Russian]. (Красноборов И. М. Третичные реликты во флоре Тувинской АССР. // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск: Наука, 1977. С. 4–14-).

Kutsev M.G., Sinitsyna T.A., Kondo K. 2013. Genetic diversity between three species of *Sanguisorba* L. from West Siberia based on randomly amplified DNA fingerprints // *Turczaninowia*. 16 (2): 134–137 [In Russian]. (**Куцев М.Г., Синицына Т.А., Кондо К.** Генетические различия между тремя видами *Sanguisorba* L. из Западной Сибири на основе метода случайно амплифицированных фрагментов ДНК (RAF) // *Turczaninowia*, 2013. Т. 16, вып. 2. С. 134–137).

Mamaev S. A. 1972. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy* [Forms of intraspecies variability of woody plants]. Moscow: Nauka. 284 pp. [In Russian]. (**Мамаев С. А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.).

Nazimova D. I., Perevoznikova V. D., Molokova N. I. 1983. *Reaktsiya vidov travyanogo pokrova na vyрубku v chernykh lesakh Zapadnogo Sayana* [The reaction of grass cover species to cutting in the chern forests of Western Sayan]. In: *Ekologiya rasteniy Srednei Sibiri*. [Plant ecology of the Central Siberia]. Krasnoyarsk. 4–7 pp. [In Russian]. (**Назимова Д. И., Перевозникова В. Д., Молокова Н. И.** Реакция видов травяного покрова на вырубку в черных лесах Западного Саяна // *Экология растений Средней Сибири*. Красноярск, 1983. С. 4–7).

Naumova E. G. 1996. *Cruciata* Miller. – *Krutsiata, Krestovidka*. In: *Flora Sibiri*. [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, . Vol. 12, 124 pp [In Russian]. (**Наумова Е. Г.** *Cruciata* Miller – Круциата, крестовидка // *Флора Сибири*. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 12. С. 124.)

Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 89: 538–590.

Polozhii A. V., Krapivkina E. D. 1985. *Relikty tretichnykh shirokolistvennykh lesov vo flore Sibiri* [Relics of tertiary broad-leaved forests in the flora of Siberia]. Izdatelstvo TGU, Tomsk. 158 pp. [In Russian]. (**Положий А. В., Крапивкина Э. Д.** Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 158 с.).

Popov M. G. 1959. *Flora Sredney Sibiri* [Flora of Central Siberia]. Academy of sciences press, Moscow–Leningrad, Vol. 2, 559–918 pp. [In Russian]. (**Понов М. Г.** Флора Средней Сибири. М.–Л.: изд-во АН СССР, 1959. Т.2. С. 559–918).

Reynolds J., Weir B. S., Cockerham C. C. 1983. Estimation of the coancestry coefficient: Basis for a short-term genetic distance // *Genetics*. 105: 767–779.

Shmidt V. M. 1984. *Matematicheskiye metody v botanike* [Mathematical Methods in Botany]. Izdatelstvo Leningradskogo universiteta, Leningrad, 288 pp. [In Russian]. (**Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике. Л.: изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.).

Voronov A. G. 1973. *Geobotanika* [Geobotany]. Moscow, 384 pp. [In Russian]. (**Воронов А. Г.** Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.).

Waldron J., Peace C., Searle I. et al. 2002. Randomly amplified DNA fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // *Journal of biomedicine and biotechnology*. 2 (3): 141–150.

Wright S. 1978. *Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations*. Chicago, 580 pp.

Yamskikh I. E. 2007. Biomorphological features of *Cruciata krylovii* (*Rubiaceae*) in the southern of Krasnoyarsk region // *Bot. zhurn.* (Moscow & St. Petersburg). 92 (2): 263–270 [In Russian]. (**Ямских И.Е.**

Биоморфологические особенности *Cruciata krylovii* (Rubiaceae) в Красноярском крае // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 2. С. 263–270).

Yamskikh I. E., Kutsev M. G., Nefedova O. V. 2016. Morphological and genetics analysis of *Stachys sylvatica* (Lamiaceae) cenopopulations in the mountains of South Siberia // *Turczaninowia*, 19 (1): 62–71. [In Russian]. (**Ямских И. Е., Куцев М. Г., Неведова О. В.** Морфолого-генетический анализ ценопопуляций *Stachys sylvatica* (Lamiaceae), произрастающих в горах Южной Сибири // *Turczaninowia*, 2016. Т. 19, вып. 1. С. 62–71).

Yamskikh I. E., Kutsev M. G. 2017. Morphological and genetic analysis of *Brunnera sibirica* (Boraginaceae) cenopopulation in the Southern Siberia Mountains // *Contemporary Problems of Ecology*. 10 (1): 43–51. [In Russian]. (**Ямских И. Е., Куцев М. Г.** Морфолого-генетический анализ ценопопуляций *Brunnera sibirica* (Boraginaceae) в горах Южной Сибири // *Сибирский экологический журнал*, 2017. № 1. С. 51–60).

Таблица

Геоботаническая характеристика местообитаний *Cruciata krylovii*

№ ц/п	Название сообщества, местоположение	Состав древостоя, сомкнутость крон	Характеристика травянистого и мохово-лишайникового ярусов (в скобках указано проективное покрытие)
Граница лесостепного и подтаежного поясов Восточного Саяна			
Ск1	Березняк разнотравно-осочковый (урочище Медведево, дол. р. Убей)	10Б+Ос+С 0,7	Общее проективное покрытие (ОПП) – 75 % <i>Carex macroura</i> (50 %) <i>Cruciata krylovii</i> (10 %) <i>Rubus saxatilis</i> (5 %)
Подтаежный пояс Западного Саяна			
Ск2	Сосняк разнотравно-злаково-орляковый (долина р. Уй, окр. пос. Майна)	9С1Б 0,6	ОПП – 60% <i>Pteridium pinetorum ssp. sibiricum</i> (50 %) <i>Brachypodium pinnatum</i> (30 %) <i>Cruciata krylovii</i> (7 %)
Черневой пояс Западного Саяна (высота 350–700 м над ур. м)			
Ск3	Осинник крупнотравно-широкотравный (хр. Веховой)	10Ос+Б, 0,6–0,7	ОПП – 95 % <i>Anemone baicalensis</i> (80 %) <i>Brunnera sibirica</i> (60 %) <i>Heracleum dissectum</i> (15 %) <i>Cruciata krylovii</i> (1 %)
Ск4*	2-летняя вырубка осинника крупнотравно-широкотравного	–	ОПП – 95 % <i>Anemone baicalensis</i> (40 %) <i>Brunnera sibirica</i> (60 %) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (15 %) <i>Cruciata krylovii</i> (< 1%)
Ск5*	Рубка ухода за кедром (кедровник папоротниково-широкотравный, Китаева гора)	9К1Б 0,1	ОПП – 80 % <i>Anemone baicalensis</i> (80 %), <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40 %) <i>Cruciata krylovii</i> (<1 %)
Ск6	Пихтарник крупнотравно-папоротниково-широкотравный (дол. р. 2-я Белая)	9П1К 0,6–0,7	ОПП – 90 % <i>Anemone baicalensis</i> (80 %) <i>Anemone altaica</i> (30 %) <i>Athyrium monomachii</i> (15 %) <i>Cruciata krylovii</i> (<1 %)
Ск7*	11-летняя вырубка пихтарника крупнотравно-папоротниково-широкотравного	–	ОПП – 90 % <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (80 %) <i>Brunnera sibirica</i> (50 %) <i>Athyrium monomachii</i> (15 %) <i>Cruciata krylovii</i> (3 %)
Ск8*	19-летняя вырубка пихтарника (верховья р. 2-я Белая)	–	ОПП – 90 % <i>Anemone baicalensis</i> (30 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (30 %) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (30 %) <i>Cruciata krylovii</i> (< 1%)

	Название сообщества, местоположение	Состав древостоя, сомкнутость крон	Характеристика травянистого и мохово-лишайникового ярусов (в скобках указано проективное покрытие)
Горно-таежный пояс Западного Саяна (высота 700–1050 м над ур. м)			
Ск9	Пихтарник щитовниково-анемоновый (дол. р. Чебижек)	9П1К, 0,7–0,8	ОПП – 75 % <i>Anemone baicalensis</i> (75 %) <i>Dryopteris expansa</i> (30 %) <i>Cruciata krylovii</i> (<1 %)
Ск10 *	22-летняя условно сплошная вырубка пихтарника щитовниково-анемонового (дол. р. Чебижек)	5П2К2Б1Ос 0,5	ОПП – 75 % <i>Anemone baicalensis</i> (40 %) <i>Dryopteris expansa</i> (30 %) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (20 %) <i>Cruciata krylovii</i> (< 1 %)
Ск11 *	22-летняя сплошная вырубка пихтарника дол. р. Чебижек)	–	ОПП – 100 % <i>Anemone baicalensis</i> (20 %) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (35 %) <i>Cruciata krylovii</i> (2 %)
Ск12	Редкостойный пихтарник разнотравно-злаково-зеленомошный (пойма р. Чебижек)	10П 0,2	ОПП – 60 % <i>Зеленые мху (Pleurozium schreberi</i> , <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (80 %) <i>Calamagrostis obtusata</i> (20 %) <i>Cruciata krylovii</i> (2 %)
Северо-восточный Алтай (побережье оз. Телецкого)			
Ск13	Сосняк разнотравно-злаковый (восточное побережье оз. Телецкого, дол. р. Кокши)	9С1Б 0,7	ОПП – 70 % <i>Calamagrostis arundinaceae</i> (40 %) <i>Iris ruthenica</i> (10 %) <i>Cruciata krylovii</i> (3 %)
Ск14	Пихтово-кедровый лес разнотравно-папоротниковый (южное побережье оз. Телецкого, дол. р. Кыга)	7К3П 0,6	ОПП – 100 % <i>Matteuccia struthiopteris</i> (80 %) <i>Dryopteris expansa</i> (30 %) <i>Heracleum dissectum</i> (10 %) <i>Cruciata krylovii</i> (3 %)
Северный Алтай (дол. р. Катунь)			
Ск15	Сосняк разнотравно-папоротниковый (дол. р. Катунь, окр. пос. Манжерок)	10С+П+Б+К 0,6	ОПП – 65 % <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40 %) <i>Athyrium monomachii</i> (30 %) <i>Stellaria bungeana</i> (10 %) <i>Cruciata krylovii</i> (1 %)
Окрестности г. Томска			
Ск16	Березняк орляково-разнотравный (окр. с. Аникино)	10Б+Ос+С 0,5	ОПП – 70 % <i>Aegopodium podagraria</i> (20 %) <i>Pteridium pinetorum</i> ssp. <i>sibiricum</i> (15 %) <i>Cruciata krylovii</i> (25 %)

Примеч.: звездочкой отмечены ценопопуляции, произрастающие в антропогенно нарушенные местообитаниях.